

УДК 576.895.121+591.465.14

© 1991

МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ДИФФЕРЕНЦИРОВКА ВНУТРЕННЕЙ ОБОЛОЧКИ ЯИЦ ЭУЦЕСТОД

В. А. Кашин

Обзор литературы по эмбриогенезу и структуре внутренней оболочки и ее производных у ленточных червей подкласса Eucestoda. Приводятся оригинальные, ранее не опубликованные данные по организации наружной плазматической мембраны внутренней оболочки.

Свободноживущей расселительной личинкой цестод является онкосфера (6-крючный зародыш, гексакант), образующая вместе с комплексом окружающих ее зародышевых оболочек, достигающих большего или меньшего развития, «яйцо». Яйца цестод условно можно разделить на две группы: 1) с незавершенным эмбриональным развитием, когда окончательное формирование инвазионной онкосферы происходит под защитой зародышевых оболочек во внешней среде, что свойственно многим видам отрядов Caryophyllidea, Pseudophyllidea, Tetracanthocephala, Tetraphyllidea; 2) с завершенным эмбриональным развитием, когда формирование инвазионной онкосферы происходит до выхода яиц во внешнюю среду, под защитой не только зародышевых оболочек, но и материнского организма, что свойственно всем видам отряда Cyclophyllidea и ряду видов цестод других таксонов (Smyth, Clegg, 1959; Freeman, 1978). Расселение многих видов из первой группы происходит при помощи своеобразной плавающей ресничной личинки — корацидия, выходящей из яйцевой «скорлупы» в воду.

Как и у большинства других многоклеточных животных, зародышевые оболочки яиц цестод представлены комплексом из нескольких слоев оболочек различного происхождения. Наиболее разработанной и широко применяемой является их классификация, предложенная Рыбickой (Rybicka, 1966a, 1966b, 1972, 1973). Она различает три основные оболочки независимого происхождения: 1) тонкую капсулу, покрывающую зародыш уже в период раннего дробления и формирующуюся при ассоциации желточных клеток с оплодотворенным ооцитом; 2) наружную; 3) внутреннюю оболочки. Последние возникают как метаболически активные, синцитиальные слои из двух групп бластомеров, хорошо различимых по своим цитологическим характеристикам. В основу классификации Рыбickой положены данные, полученные при изучении циклофиллид. Более поздние исследования (Swiderski, 1981) показали, что тонкая наружная капсула формируется в случаях ассоциации в оотипе одной желточной клетки с оплодотворенным ооцитом (отряды Tetraphyllidea, Proteocephallidea, Cyclophyllidea). Когда же многочисленные желточные клетки ассоциируют с ооцитом, формируется плотная яйцевая «скорлупа» (отряд Caryophyllidea, Pseudophyllidea, Tetracanthocephala).

Одной из наиболее интересных зародышевых структур у цестод является внутренняя оболочка. Организация ее на начальных этапах развития, вероятно,

не отличается у представителей разных таксонов. Однако ее дальнейшая морфогенетическая дифференцировка протекает различно. Следствием этого и является, с одной стороны, формирование ресничного покрова корацидия, с другой — образование дополнительных оболочек в виде эмбриофора и мембраны онкосферы, что свойственно, в частности, циклофиллидеям. Кроме этого, показана возможность участия цитоплазмы внутренней оболочки в формировании покровов онкосфер циклофиллидей (Кашин, Краснощеков, 1987). Таким образом, ясно, что модификации и производные внутренней оболочки у разных групп цестод существенно отличаются как по организации, так и по функциональному значению. Однако этот факт до сих пор не нашел своего отражения в литературе, что часто приводит к терминологической путанице. Имеющийся в литературе объем сведений и длительная, более чем 100-летняя, история изучения эмбриогенеза цестод позволяют сделать некоторые обобщения, касающиеся особенностей морфофункциональной дифференцировки внутренней оболочки у разных эцестод.

В настоящем обзоре помимо данных, имеющих в литературе, использованы наши неопубликованные данные по организации зародышевых оболочек ряда видов цестод сем. *Hymenolepididae*, дефинитивными хозяевами которых являются лимнофильные птицы, а промежуточными — пресноводные беспозвоночные Северо-Западной Чукотки. Методики обработки материала аналогичны использованным ранее (Кашин, 1988).

Анализ накопленных в мировой литературе данных по эмбриогенезу и организации зародышевых оболочек привел к выводу об общности генезиса основных типов оболочек среди эцестод различных таксономических групп. Установлено также, что общий план строения оболочек и у так называемых низших (отряды *Caryophyllidea*, *Pseudophyllidea*, *Trypanorhyncha*, *Diphyllidea*, *Tetraphyllidea*, *Proteocephallidea*), и у высших цестод (отр. *Cyclophyllidea*) весьма сходен (Куперман, 1988). Схема формирования зародышевых оболочек (на примере псевдофиллидей и циклофиллидей) и общий план их строения приведены на рис. 1.

Сведения об эмбриогенезе и дифференцировке внутренней оболочки у видов, имеющих в жизненном цикле корацидий, немногочисленны (Schauinsland, 1885, 1886, цит. по: Wardle, McLeod, 1952; Vergeer, 1936; Дубинина, 1966), поскольку описание ранних этапов развития этих видов затруднено не только малыми размерами яиц, но и наличием толстой скорлуповой оболочки и многочисленных желточных клеток, плотно окружающих собственно яйцеклетку и мешающих наблюдению за дроблением зиготы. Поэтому чаще исследователи ограничиваются описанием конечных стадий эмбриогенеза. Согласно данным Шауинсланда (Schauinsland, 1885), в формирующихся яйцах *Bothriocephalus rugosus* вначале выделяется пара крупных бластомеров, формирующих «эмбриональную оболочку» (видимо, наружная зародышевая оболочка по современной терминологии), а затем от группы зародышевых клеток отслаивается несколько клеток, образующих синцитиальный слой — эктодермальную мантию или эмбриофор корацидия. Следующий этап формирования ресничного покрова корацидия у *Diphyllbothrium latum* описан Вергеером (Vergeer, 1936). По его наблюдениям, «клетки эктодермы продолжают делиться и постепенно, вследствие роста и увеличения их числа, оболочка утолщается одновременно с развитием ресничек на ее поверхности». Современными исследованиями ультраструктурной организации корацидиев (Тимофеев, Куперман, 1967; Grammeltvedt, 1973; Lumsden e. a., 1974; Куперман, 1988) установлено, что цитоплазма оболочки содержит митохондрии, элементы эндоплазматического ретикулюма, большое количество гликогена и включения, прежде всего в виде липидных тел. Наружная поверхность оболочки, помимо ресничек обычного строения, часто несет и многочисленные микроворсинки. Куперман (1988) установил, что корацидии псевдофиллидей и трипаноринхов «состоят из двух автономно функционирую-

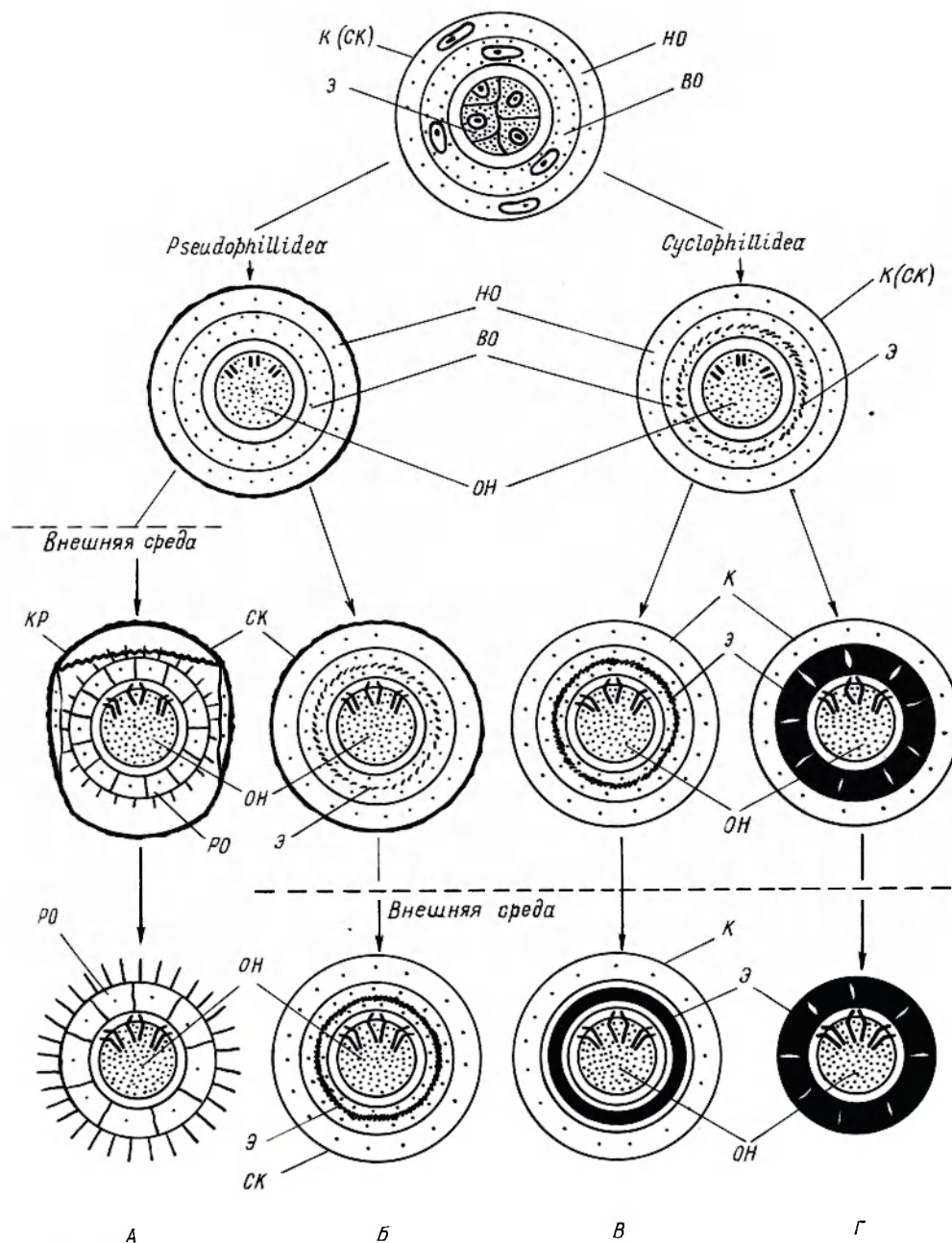


Рис. 1. Схема формирования зародышевых оболочек и дифференцировки внутренней оболочки яиц цестод с незавершенным (А) и завершенным (Б—Г) эмбриональным развитием.

А — *Diphyllobothrium latum*; Б — *Eubothrium rugosum*; В — *Trichocephaloides megaloccephala*; Г — *Taenia crassiceps*. ВО — внутренняя оболочка; Э — зародыш; К — капсула; КР — крышечка яйца; НО — наружная оболочка; ОН — онкосфера; РО — ресничная оболочка; СК — скорлупа; Э — эмбриофор. По материалам Купермана, 1988; Кашина, Краснощекова, 1987; Chew, 1983.

Fig. 1. The pattern of formation of the embryonic envelopes and differentiation of the inner envelope of eggs of cestodes with incomplete (A) and complete (B—Г) embryonal development.

ших образований — ресничной оболочки и онкосферы, что ранее отмечено не было». При этом ресничная оболочка обеспечивает локомоторную и защитную функции. Видимо, аналогично обстоит дело и с личинками цестодарий — ликофорами. Ресничная оболочка свободноживущих личинок *Austramphilina elongata*, судя по иллюстрациям к работе Роде и Джорджи (Rohde, Georgi, 1983), также отделена от поверхности покровов личинки.

Значительное количество видов цестод завершает свое эмбриональное развитие до выхода яиц во внешнюю среду. Это снимает целый ряд чисто методических сложностей при изучении эмбриогенеза этих цестод и формирования их структурных элементов. Поэтому сведения об эмбриогенезе представителей этой группы более определенны и обширны. На сегодняшний день изучен эмбриогенез пяти видов тетрафиллидей (Euzet, Mokhtar-Maamouri, 1975, 1976) и большого числа видов циклофиллидей (Janicki, 1907; Ogren, 1957, 1962; Rybicka, 1966a, 1966b, 1972; Swiderski, 1968, 1979—1981; Coil, 1978, 1982; Parshad e. a., 1982, и др.). Объем сведений о морфогенетической дифференцировке внутренней оболочки и формировании вследствие этого не производных весьма значителен. Здесь прежде всего следует отметить работы, выполненные с применением методик электронной микроскопии, помогающей понять тонкие механизмы дифференцировки структур (Morseth, 1965; Rybicka, 1972; Fairweather, Threadgold, 1981; Gabrion, 1981; Кашин, Краснощеков, 1987).

Этими исследованиями установлено, что внутренняя оболочка участвует в формировании двух дополнительных оболочек — эмбриофора и «мембраны» онкосферы (онкосферальной мембраны). Эмбриофор закладывается как внутрицитоплазматическая структура под наружной цитоплазматической мембраной оболочки и после окончания формирования в большинстве случаев разделяет цитоплазму на два слоя. При этом ядра оболочки и большее количество органелл оказываются под эмбриофором, где в дальнейшем деградируют. Вероятно, сходным образом происходит формирование фиброзного тяжа во внутренней оболочке псевдофиллидей *Eubothrium rugosum* (Куперман, 1988), по организации и топографии подобного эмбриофору циклофиллидей.

Относительно способа закладки «мембраны» онкосферы, сведения более противоречивы. По мнению одних авторов (Rybicka, 1972; Gabrion, 1981), она формируется при «деляминации» внутренней плазматической мембраны оболочки; согласно другим — «мембрана» онкосферы, подобно эмбриофору, закладывается в цитоплазме внутренней оболочки (Кашин, Краснощеков, 1987). Организация «мембраны» у всех изученных видов циклофиллидей практически одинакова, тогда как эмбриофор имеет видоспецифичную структуру.

Эмбриофор тениид построен из крупных, гексагональной формы блоков, соединенных между собой цементирующим веществом или пробками (Morseth, 1965; Nieland, 1968; Schramlova, Blazek, 1982; Chew, 1983). Гистохимические тесты показали, что блоки состоят из инертных кератиноподобных протеинов (Johri, 1957). Мощный эмбриофор тениид предохраняет зародыши от бактериального воздействия и высыхания — возможных последствий потери наружной капсулы и подстилающей ее наружной оболочки в процессе выхода яиц во внешнюю среду. Строение эмбриофора у других групп циклофиллидей отличается большим разнообразием. В зависимости от структуры образующего эмбриофор материала можно выделить две основные его модификации: 1) гранулярный, как например у *Hymenolepis diminuta* (Pence, 1970), *Catenotaenia pusilla* (Swiderski, 1972), *Fimbriaria fasciolaris* (Кашин, Плужников, 1983) и 2) образованный фибриллами разной ориентации у *Oöchoristica anolis* (Сопп, 1985), *Trichocephaloides megaloccephala* (Кашин, Краснощеков, 1987), *Dichoanotaenia bacilligera* (Кашин, 1988). У *Hymenolepis nana* эмбриофор представляет собой удлиненные блоки гранулярного материала, не связанные между собой (Fairweather, Threadgold, 1981). По мнению авторов, это обуслов-

лено особенностями жизненного цикла данного паразита, способного развиваться без смены хозяев.

Помимо защитных функций, обычно приписываемых эмбриофору циклофиллидей, несомненна связь его структуры со специфичностью системы паразит—хозяин (промежуточный). Наиболее определенно это выражено у тениид, распадение блоков эмбриофора которых, и как следствие — освобождение инвазионной онкосферы, связано с конкретным составом пищеварительных энзимов промежуточного хозяина (Скворцов, 1942; Huffman, Jones, 1962; Freeman, 1962; Heath, 1971; Schramlova, Blazek, 1982). Показана и функциональная связь организации эмбриофора ряда видов гименолепидат с особенностями переработки пищи промежуточными хозяевами, что определяет условия освобождения и активации онкосфер (Кашин, 1989). Так, наиболее просто устроенный тонкий эмбриофор, часто с порами, имеют цестоды, развивающиеся в низших ракообразных, тогда как мощный сложноустроенный эмбриофор характерен либо для видов, развивающихся в олигохетах (измельчение пищи которыми осуществляется при перетирании детрита между минеральными частицами), либо для видов, развивающихся в личинках насекомых, имеющих ротовой аппарат грызущего типа.

При изучении ультраструктурной организации комплекса зародышевых оболочек ряда видов гименолепидат, у двух из них мы обнаружили необычные модификации структуры наружной плазматической мембраны внутренней оболочки. Обычно ее организация не привлекает внимания исследователей вследствие банальности организации. В одних случаях это типичная плазматическая мембрана, в других — формируется тонкая пластинка гомогенной структуры вследствие отложения на мембране мелкогранулярного материала.

У изученных нами цестод *Aploparaksis filiformis* Spassky, 1963 и *Microsomacanthus spiralibursata* Czaplinski, 1956 организация наружной плазматической мембраны весьма необычна вследствие усложнения за счет дополнительных, не отмеченных ранее элементов. В обоих случаях мембрана имеет регулярно расположенные, поперечно исчерченные утолщения (рис. 2, 1, 3, 4; см. вкл.). Кроме того, у *A. filiformis* на поверхности мембраны располагаются многочисленные, длиной до 1.7 мкм, ворсинкообразные выросты с поперечной исчерченностью (рис. 2, 1, 2). У *M. spiralibursata* исчерченные фрагменты мембраны связаны с группами длинных микротрубочек (рис. 2, 4, 5), расположенных в подлежащей цитоплазме внутренней оболочки и ориентированных перпендикулярно к наружной мембране.

В известной нам литературе отсутствуют сведения о структурах, аналогичных (или гомологичных) поперечно исчерченным элементам, связанным с наружной мембраной внутренней оболочки *A. filiformis* и *M. spiralibursata*. Анализ и сопоставление полученных нами сведений о структуре элементов наружной мембраны *M. spiralibursata* с имеющимися в литературе данными об организации ресничного аппарата свободноживущих *Platyhelminthes*, в частности с данными по *Pseudactinoposthia* sp. (Rohde e. a., 1988), позволяют сделать некоторые заключения. Исчерченность «утолщенных» участков мембраны является следствием формирования из микротрубочек структур (рис. 2, 4), сходных с базальным тельцем эпидермальных ресничек турбеллярии *Pseudactinoposthia* sp. Наблюдается также и большое сходство организации цитоплазмы внутренней оболочки *M. spiralibursata* и клеток эпидермиса указанной турбеллярии. По нашему мнению, эти факты вполне объяснимы, если иметь в виду, что по своему происхождению и эпидермис свободноживущих платод, и внутренняя оболочка яиц цестод представляют собой дериваты эктодермы (Иванова-Казас, 1975). Указанные соображения наводят на мысль о гомологии описанных нами структур и элементов ресничного аппарата других беспозвоночных животных.

Проведенный анализ литературы позволяет несколько иначе взглянуть на

сложившуюся классификацию и терминологию зародышевых оболочек у разных групп цестод. Наиболее четко указал на несоответствия в используемой терминологии Куперман (1988), отметивший, что предложенное Рыбицкой (Rybicka, 1966, 1972) название «ресничный эмбриофор» для псевдофиллидей, как и «эмбриофор» для всей оболочки в целом (Wardle, McLeod, 1952), неприемлемо, поскольку у большинства низших цестод слоя, в полной мере соответствующего эмбриофору циклофиллидей по структуре и функциям не обнаружено. Соглашаясь в целом с этой точкой зрения, мы полагаем, что основой для уточнения терминологии (в данном случае) должны служить не только морфофункциональные особенности, но прежде всего различия в происхождении структур.

Эмбриофор циклофиллидей является лишь одной из производных цитоплазмы внутренней оболочки, тогда как исторически сложившееся название «эмбриофор» (или ресничный эмбриофор) корацидиев других цестод применяется для обозначения всей внутренней оболочки, приобретшей в процессе морфогенеза организацию, сходную с ресничными покровами других групп беспозвоночных животных. То есть в одном случае термин «эмбриофор» применяется к целому, в другом — к части этого целого, поскольку в первом случае морфогенетическая дифференцировка внутренней оболочки приводит к образованию на ее основе морфологически целостной, высокоспециализированной структуры — ресничной оболочки корацидия, во втором — возникают дополнительные, «внутрицитоплазматические» структуры в составе оболочки. Кроме этого, известно, что в процессе формирования ресничной оболочки происходит увеличение числа ядер (по данным Michajlow, 1933 у *Trienophorus nodulosus* число ядер достигает 30), тогда как при формировании эмбриофора циклофиллидей (и, вероятно, других цестод) имеет место их дегенерация.

Резюмируя изложенное, мы полагаем, что термин «эмбриофор» следует применять лишь для обозначения закладывающейся внутриклеточно дополнительной оболочки циклофиллидей и, возможно, других цестод, как например *E. rugosum* (Куперман, 1988). Для обозначения оболочки, обеспечивающей прежде всего локомоцию корацидиев низших цестод, мы вслед за Куперманом (1988) предлагаем сохранить термин «ресничная оболочка». Применение этого термина более чем оправдано, поскольку он позволяет достаточно легко представить морфофункциональные особенности оболочки. Одновременно реализация нашего предложения позволит избежать исторически сложившейся неопределенности термина «эмбриофор», используемого в настоящее время для обозначения структур, различающихся по происхождению и функциям.

Список литературы

- Дубинина М. Н. Ремнецы (Cestoda, Ligulidae) фауна СССР. М.; Л.: Наука, 1966, 261 с.
Иванова-Казас О. М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Н.: Наука, 1975. 372 с.
Кашин В. А. Микроморфология и адаптивное значение зародышевых оболочек яиц цестод подотряда Hymenolepidata (Cestoda, Cyclophyllidae) // Паразитология. 1988. Т. 22, вып. 6. С. 458—463.
Кашин В. А. Трофические взаимодействия в системе паразит—хозяин тундровых водных биоценозов // Мат. Всесоюз. совещ. «Взаимодействие организмов в тундровых экосистемах». Сыктывкар. 1989. С. 106—108.
Кашин В. А., Краснощекоев Г. П. Структура и дифференцировка внутренней оболочки яиц *Trichocephaloides megaloccephala* (Cestoda: Dilepididae) // Паразитология. 1987. Т. 21, вып. 5. С. 659—664.
Кашин В. А., Плужников Л. Т. Цитоморфология зрелых яиц цестоды *Fimbriaria fasciolaris* (Cestoda: Hymenolepididae) // Паразитология. 1983. Т. 17, вып. 6. С. 430—435.
Куперман Б. И. Функциональная морфология низших цестод. Л.: Наука. 1988. 167 с.
Скворцов А. А. Строение яиц бычьего цепня и меры борьбы с ним // Зоол. журн. 1942. Т. 21, № 1—2. С. 10—17.
Тимофеев В. А., Куперман Б. И. Ультратонкое строение наружных покровов корацидия *Trienophorus nodulosus* (Pall.) // Паразитология. 1967. Т. 1, вып. 2. С. 124—130.

- Chew M. W. K. *Taenia crassiceps*: ultrastructural observations on the oncosphere and associated structures // J. Helminthol. 1983. Vol. 57, N 2. P. 101—113.
- Coil W. H. Fine structure of developing tapeworm embryos // 4th Int. Congr. Parasitol., Warszawa. 1978. Short commun., Sec. B. Lodz., s. a. P. 30—40.
- Coil W. H. The development of tapeworm embryos of *Schistotaenia* // Molecular and Biochem. Parasitol., Abstr. 5th Int. Congr. Parasitol., Toronto, Canada. 1982. Elsevier Biomed. Press. P. 705.
- Conn D. B. Fine structure of the embryonic envelopes of *Oöchoristica anolis* (Cestoda: Linstovidae) // Z. Parasitenk. 1985. Vol. 71, N 5. P. 639—648.
- Euzet L., Mokhtar-Maamouri F. Development embryonnaire de trois cestodes du genre *Acanthobothrium* (Tetraphyllidae, Onchobothriidae) // Ann. Parasitol. Hum. Comp. 1975. Vol. 50, N 6. P. 675—690.
- Euzet L., Mokhtar-Maamouri F. Development embryonnaire de deux Phyllobothriidae (Cestoda: Tetraphyllidae) // Ann. Parasitol. Hum. Comp. 1976. Vol. 51, N 3. P. 309—327.
- Fairweather I., Threadgold L. T. *Hymenolepis nana*: the fine structure of the embryonic envelopes // Parasitol. 1981. Vol. 8, N 3. P. 429—443.
- Freeman R. S. Studies on the biology of *Taenia crassiceps* (Zeder, 1800) Rudolphi, 1810 (Cestoda) // Can. J. Zool. 1962. Vol. 40, N 1. P. 969—990.
- Freeman R. S. Genetic, evolution and the problem of species in parasites. II. Unified terminology and the logic of cestode ontogeny // Rev. Adv. Parasitol. Proc. 4th Int. Congr. Parasitol. ICOPA IV, Warszawa, 19—26 Aug. 1978. Warszawa, 1981. P. 126—131.
- Gabriel Cl. Recherches sur l'oncosphere des cestodes: origine et formation de la callote recouvrant les crochets // Z. Parasitenk. 1981. Vol. 65, N 2. P. 191—205.
- Grammeltvedt A. F. Differentiation of the tegument and associated structures in *Diphyllobothrium dendriticum* Nitzsch. (1824) (Cestoda: Pseudophyllidae) // Int. J. Parasitol. 1973. Vol. 3, N 3. P. 321—327.
- Heath D. D. The migration of oncospheres of *Taenia pisiformis*, *T. serialis* and *Echinococcus granulosus* within the intermediate host // Int. J. Parasitol. 1971. Vol. 1, N 2. P. 145—152.
- Huffman J. L., Jones A. W. Hatchability, viability and infectivity of *Hydatigera taeniaeformis* eggs // Exp. Parasitol. 1962. Vol. 12, N 2. P. 120—124.
- Janicki G. Über die Embryonalentwicklung von *Taenia serrata* Geeze // Z. Wiss. Zool. 1907. Bd 87. S. 685—724.
- Johri L. M. A morphological and histochemical study of egg formation in a cyclophyllidean cestode // Parasitol. 1957. Vol. 47, N 1. P. 21—24.
- Lumsden R. D., Oaks J. A., Mueller J. F. Brush border development in the tegument of the tapeworm *Spirometra mansonioides* // J. Parasitol. 1974. Vol. 60, N 2. P. 209—226.
- Michajlow W. Les stades des *Triaenophorus nodulosus* (Pall.). I. Le coracidium // Ann. Parasitol. Hum. Comp. 1933. Vol. 11, N 5. P. 339—358.
- Morseth D. J. Ultrastructure of developing taeniid embryophores and associated structures // Exp. Parasitol. 1965. Vol. 16, N 2. P. 207—216.
- Nieland M. L. Electron microscope observations on the eggs of *Taenia taeniaeformis* // J. Parasitol. 1968. Vol. 54, N 5. P. 957—969.
- Ogren R. E. Morphology and development of the oncosphere of the cestode *Oöchoristica symmetrica* Baylis, 1927 // J. Parasitol. 1957. Vol. 43, N 3. P. 505—520.
- Ogren R. E. Embryonic development of a dilepidid tapeworm // Trans. Amer. Microsc. Soc. 1962. Vol. 81, N 1. P. 65—72.
- Parshad V. R., Gupta S. R., Guraya S. S. Aspects of gonadal development, gametogenesis and embryology of the poultry cestode *Railletina cesticillus* // Molecular and Biochem. Parasitol., Abstr. 5th Int. Congr. Parasitol., Toronto, Canada. 1982. Elsevier Biomed. Press. P. 623.
- Pence D. B. Electron microscope and histochemistry studies on the egg of *Hymenolepis diminuta* // J. Parasitol. 1970. Vol. 56, N 1. P. 84—97.
- Rohde K., Georgi M. Structure and development of *Austramphilina elongata* Johnston, 1931 (Cestodaria: Amphilinidae) // Int. J. Parasitol. 1983. Vol. 13, N 3. P. 273—287.
- Rohde K., Watson N., Cannon L. R. G. Ultrastructure of epidermal cilia of *Pseudactinoposthia* sp. (Platyhelminthes, Acoela), implications for the phylogenetic status of the Xenoturbellida and Acoelomorpha // J. Submicrosc. Pathol. 1988. Vol. 20, N 4. P. 759—767.
- Rybicka K. Embryogenesis in cestodes // Adv. Parasitol. 1966a. Vol. 4. P. 107—186.
- Rybicka K. Embryogenesis in *Hymenolepis diminuta*. I. Morphogenesis // Exp. Parasitol. 1966b. Vol. 19, N 3. P. 366—379.
- Rybicka K. Ultrastructure of embryonic envelopes and their differentiation in *Hymenolepis diminuta* (Cestoda) // J. Parasitol. 1972. Vol. 58, N 5. P. 849—863.
- Rybicka K. Ultrastructure of macromeres in the cleavage of *Hymenolepis diminuta* (Cestoda) // Trans. Amer. Microsc. Soc. 1973. Vol. 92, N 3. P. 241—255.
- Schauinsland H. Die embrionale Entwicklung der *Bothriocephalus* // Jen. Ztschr. Naturw. 1885. Bd 18. S. 183—188.
- Schauinsland H. Die embryonale Entwicklung der *Bothriocephalus* // Jen. Ztschr. Naturw. 1886. Bd 19. S. 520—572.

- Schramlova J., Blazek K. Ultrastructure of the hatched and unhatched oncospheres of *Taenia saginata* // *Folia Parasitol.* 1982. Vol. 29, N 1. P. 45—50.
- Smyth J. A., Clegg J. A. Egg-shell formation in trematodes and cestodes // *Exp. Parasitol.* 1959. Vol. 8, N 3. P. 286—323.
- Swiderski Z. Electron microscopy of embryonic envelope formation by cestode *Catenotaenia pusilla* // *Exp. Parasitol.* 1968. Vol. 23, N 1. P. 104—113.
- Swiderski Z. La structure fine de l'oncosphere du cestode *Catenotaenia pusilla* (Goeze, 1782) (Cyclophyllidea, Cestoda) // *La Cellule.* 1972. Vol. 69, N 3. P. 2—5—237.
- Swiderski Z. Reproductive and developmental biology of the cestodes // *Adv. Invertebr. Reprod. Proc. 2 Int. Symp., Devis. Calif. Aug. 27—30, 1979, N. Y. e. a. 1981.* P. 365—366.
- Vergeer T. The egg and coracidia of *Diphyllbothrium latum* // *Papera Mich. Acad. Sci.* 1936. Vol. 21. P. 715—726.
- Wardle R. A., McLeod J. A. The zoology of tapeworm. Minneapolis: University Minnesota Press. 1952. 780 p.

Институт биологических проблем Севера
ДВО АН СССР,
Магадан

Поступила 2.02.1990

MORPHOFUNCTIONAL DIFFERENTIATION OF THE INNER ENVELOPE OF THE EGGS OF EUCESTODES

V. A. Kashin

Key words: eucestodes, embryogenesis, morphology of envelopes, terminology

SUMMARY

The paper presents literary data on embryogenesis and differentiation of the inner envelope of the eggs of eucestodes, pseudo- and cyclophyllids in general. Taking into account the differences in the morphogenetic differentiation of the inner envelope some changes and more precise definitions in terminology related to its derivatives, ciliated envelope of coracidia of pseudophyllids and embryophore of cyclophyllids, are proposed.

Original data on the unusual organization of the outer plasmatic membrane of the inner envelope of eggs of *A. filiformis* and *M. spiralibursata* are given. The homology of the above structures and elements of the ciliated apparatus of other Platyhelminths is suggested.

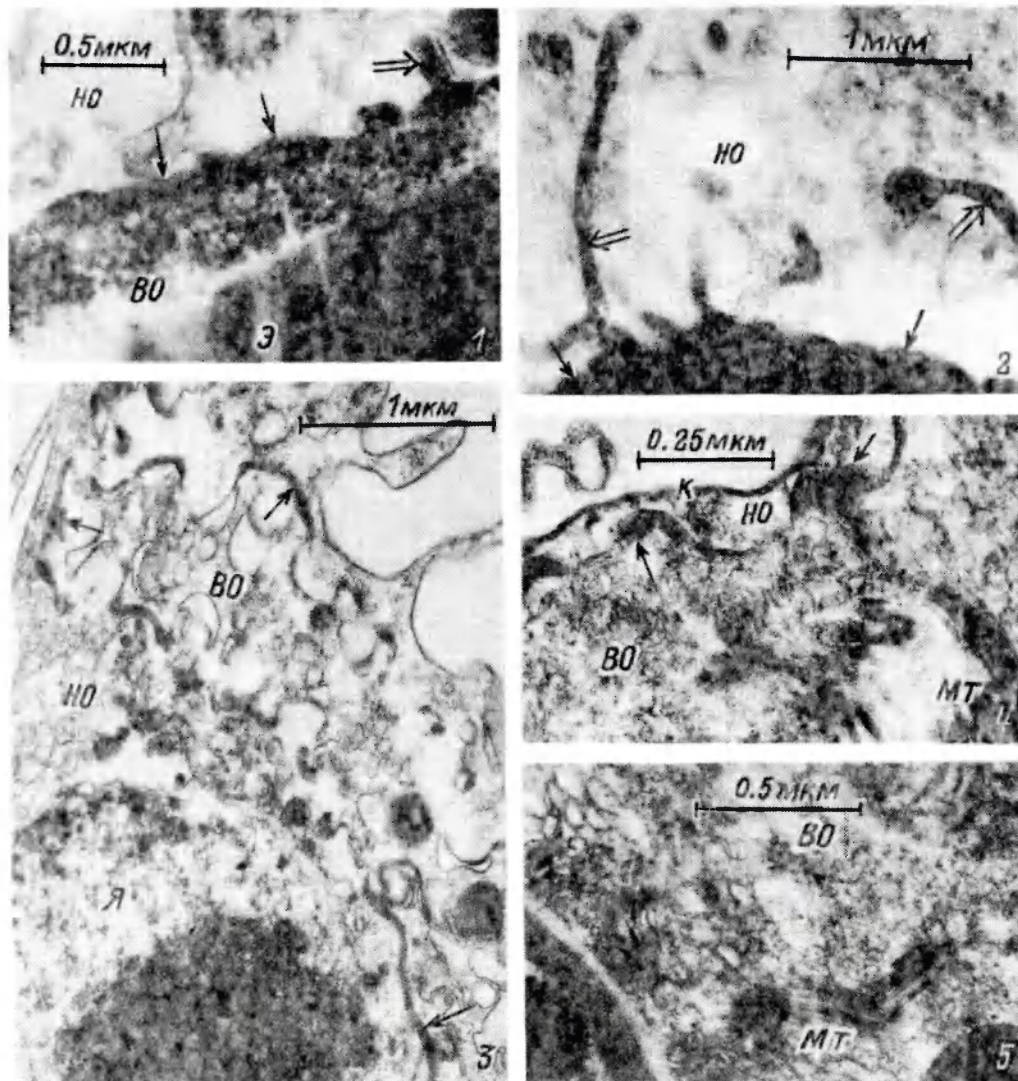


Рис. 2. Организация наружной плазматической мембраны внутренней оболочки яиц цестод *A. filiformis* (1—2) и *M. spiralibursata* (3—5).

Стрелка — исчерченные фрагменты наружной мембраны; двойная стрелка — ворсинкообразные, поперечно-исчерченные выросты; *MT* — микротрубочки; *Я* — ядро наружной оболочки.
Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

Fig. 2. Organization of the outer plasmatic membrane of the inner envelope of eggs of *A. filiformis* (1—2) and *M. spiralibursata* (3—5).